

FENOLOGÍA DEL ANILLO DE CRECIMIENTO DE *PINUS UNCINATA* RAMOND Y *PINUS SYLVESTRIS* L. EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LOS PIRINEOS CENTRALES

J. JULIO CAMARERO*, JOAQUÍN GUERRERO-CAMPO** Y EMILIA GUTIÉRREZ*

*Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona. Diagonal, 645. 08028 Barcelona, España.

**Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC. Apdo. 202, 50080 Zaragoza, España.

RESUMEN.- En el presente trabajo, describimos el desarrollo y la estructura del anillo anual de crecimiento de *Pinus uncinata* Ramond y *Pinus sylvestris* L. en un gradiente altitudinal en los Pirineos centrales. Medimos mensualmente el aumento de la anchura del anillo y el número de traqueidas añadidas a lo largo de 1993. En ambas especies, la mayor parte del anillo se forma desde mediados de junio hasta mediados de julio de 1993. El desarrollo de la madera tardía –formación, coloración y engrosamiento y lignificación de las paredes celulares– comienza en julio y acaba en octubre. El anillo comienza antes su formación en los bosques estudiados de *P. sylvestris* que en *P. uncinata*, el cual vive a mayor altitud. *P. uncinata* forma anillos más estrechos, con menor número de células y con mayor heterogeneidad de color de la madera tardía que *P. sylvestris*. Existe una gran variabilidad entre árboles en la posición de las células de las maderas temprana y tardía a lo largo del anillo de crecimiento. Los distintos patrones fenológicos en el crecimiento del anillo anual, a lo largo del gradiente altitudinal seleccionado, pueden explicarse en parte, por la influencia de distintas condiciones climáticas, principalmente térmicas.

SUMMARY.- In this study, we describe tree-ring growth and structure of *Pinus uncinata* Ram. and *Pinus sylvestris* L. along an altitudinal gradient in the Central Pyrenees. We measured monthly ring width increase and the number of cells added during 1993. Both species formed most of the ring from mid June to mid July 1993. Latewood development –formation, darkening and lignification of cell walls– starts in July and ends in October. The ring begins before its development in *P. sylvestris* than in *P. uncinata* that lives at higher elevation. *P. uncinata* formed narrower rings with less cells and greater color heterogeneity in the latewood than *P. sylvestris*. There is a high variability between trees in the earlywood and latewood cells position in the ring. The different phenological patterns of tree-ring growth along the selected altitudinal gradient could be partially explained by the influence of different climatic conditions, mainly thermic.

RÉSUMÉ. - Nous avons étudié la structure et la croissance des cernes annuels chez *Pinus uncinata* Ram. et *Pinus sylvestris* L. le long d'un gradient altitudinal dans les Pyrénées centrales. Nous avons mesuré l'accroissement mensuel du cerne et le nombre de cellules formées au cours de l'année 1993. Chez les deux essences les cernes se sont formés en majeure partie de mi-juin à mi-juillet. La formation du bois final –croissance, changement de couleur et lignification des parois cellulaires– débute en juillet et finit en octobre. Les cernes commencent à se former plus tôt chez *P. sylvestris* que chez *P. uncinata*, qui pousse à des altitudes supérieures. *P. uncinata* forme des cernes plus étroits, avec moins de cellules et avec une plus grande hétérogénéité de la couleur dans le bois final que *P. sylvestris*. La position de la première cellule du bois final dans le cerne est très variable d'un arbre à l'autre. Les différences phénologiques de l'accroissement du cerne annuel le long du gradient altitudinal peuvent être partiellement expliquées par l'influence de différentes conditions climatiques, principalement thermiques.

Key-words: dendroecology, *Pinus sylvestris*, *P. uncinata*, tree ring, phenology, tracheids.

1. Introducción

La estructura de los anillos de crecimiento de los árboles (CREBER & CHALONER, 1984; JAGELS *et al.*, 1994; LARSON, 1994) refleja la influencia del clima (FRITTS, 1976) y de otros factores externos e internos (edáficos, competición, etapa sucesional, situación del anillo en el tronco, edad del árbol, etc.). Dentro del desarrollo estacional del árbol, el comienzo de la actividad cambial está inducido por fitohormonas, auxinas y etileno entre otras, producidas por los brotes nuevos y las hojas o acículas nuevas que inician su elongación (KOZLOWSKI *et al.*, 1991). Esta secuencia fenológica está mediada en última instancia por variables ambientales como la temperatura, lo que ha sido evidenciado en estudios sobre el crecimiento en grosor de árboles próximos al límite del bosque (MIKOLA, 1962). Comprobaremos esta sucesión de hechos fenológicos en el caso de *Pinus uncinata* a partir de datos de GUERRERO-CAMPO *et al.* (1996).

El crecimiento de los anillos de los árboles está siendo modelado usando datos meteorológicos diarios como predictores y empleando estos modelos para predecir los efectos de diversas influencias sobre el desarrollo del anillo –predictando– (WILSON, 1973; FRITTS *et al.*, 1991).

Normalmente, los estudios dendroclimáticos utilizan variables climáticas (datos resumen mensuales) y variables biológicas promediadas (crecimiento anual, anchura de las maderas temprana y tardía, densidades máxima y mínima del anillo) como predictandos y predictores, respectivamente. La comprensión de la relación clima-crecimiento del anillo podría completarse

conociendo el período y la dinámica intraanual del crecimiento del anillo (SERRE-BACHET, 1976; VON WILPERT, 1991). Aunque el período de crecimiento puede variar de un año a otro, se desconoce la duración y cuándo tiene lugar dicho período de crecimiento para muchas especies, localidades y situaciones climáticas.

Describiremos este período de crecimiento mediante el recuento del número de traqueidas lignificadas y no lignificadas y estudiando los cambios cualitativos de color de la madera tardía. En este sentido, consideramos los anillos de crecimiento como fuentes de información fenológica. La anchura del anillo es resultado del número y del tamaño de las células añadidas durante el período de crecimiento.

La estructura de los anillos de las coníferas puede describirse considerando dos partes: las correspondientes a las maderas temprana y tardía, en relación con la anchura de las paredes celulares de las traqueidas, la dimensión del diámetro celular en sección transversal y el desarrollo temporal del anillo. La madera temprana es menos densa en promedio que la tardía, se forma antes pero no necesariamente en primavera (KAENNEL & SCHWEINGRUBER, 1995) y está compuesta por traqueidas anchas con paredes estrechas en una sección radial. La madera tardía es más oscura y densa que la temprana por estar compuesta por células más estrechas de paredes anchas y con acumulación de lignina en sus paredes. Nuestras observaciones cualitativas recogen el comienzo del oscurecimiento de la madera tardía, debido a cambios de pigmentación y a la lignificación de sus células.

En este trabajo, hemos considerado dos de las coníferas más abundantes en los Pirineos: *Pinus sylvestris* L. y *P. uncinata* Ram. Ambas especies alcanzan sus límites meridionales de distribución en la Península Ibérica. En los Pirineos, *P. sylvestris* suele ocupar zonas de menor altitud que *P. uncinata*, el cual constituye la mayoría del límite del bosque altitudinal (DENDALET-CHE, 1983; GIL-PELEGRÍN & VILLAR PÉREZ, 1988) y se enfrenta a inviernos muy fríos, fuertes vientos y veranos moderadamente secos, por lo que ha sido objeto de investigaciones ecofisiológicas (GIL PELEGRÍN, 1993).

Existen bastantes estudios dendroclimatológicos sobre ambas especies en la Península Ibérica (CREUS & PUIGDEFÁBREGAS, 1976; RUIZ-FLAÑO, 1988; GUTIÉRREZ, 1990; GUTIÉRREZ, 1991; RICHTER & ECKSTEIN, 1990; RICHTER et al., 1991; ROLLAND & SCHUELLER, 1994; SCHUELLER & ROLLAND, 1995a; SCHUELLER & ROLLAND, 1995b). En estos artículos, la influencia del clima sobre el desarrollo del anillo se discute de forma implícita, sin embargo, el período de crecimiento del anillo no se conocía aunque se deducía, usando las relaciones clima-crecimiento.

Nuestros objetivos para ambas especies, son :

1. Conocer el patrón temporal de desarrollo del anillo de crecimiento durante 1993.
2. Comparar los aspectos fenológicos de la formación del anillo en cuatro bosques sometidos a distintas influencias climáticas debidas a diferencias topográficas.
3. Analizar las influencias climáticas sobre la formación del anillo.

2. Zona de muestreo y Metodología

Seleccionamos cuatro bosques en los Pirineos centrales españoles (valles de Pineta y Gistaín, Huesca: Long. 0° 05'-0° 08' E, Lat. 42° 39'-42° 41' N) para estudiar el efecto de distintas exposiciones y altitudes sobre la fenología de estas dos coníferas (Tabla 1, Fig. 1). Las abreviaturas que usaremos para los bosques estudiados son: La Estiva, A-unc; Sahún, B-unc; Espierba, A-syl, y Plan, B-syl.

Estos son algunos datos meteorológicos representativos de la zona de estudio (Fig. 1): Benasque, 1138 m s.n.m., precipitación media anual 1137 mm, temperatura media anual 9.7°C (años de registro: 1942-75); Candanchú, 1600 s.n.m., p. m. a. 1864 mm, t. m. a. 51°C (años de registro: 1953-74). Para 1993, hemos considerado algunos datos meteorológicos de estaciones próximas a la zona de muestreo (Tabla 1, Fig. 1). Los suelos se desarrollan mayoritariamente sobre calizas, aunque en Sahún y Plan aparecen algunas pizarras y granitos.

Los testigos o cilindros de madera de los árboles ("cores") se extrajeron con una barrena Pressler. Tomamos "cores" cortos (con un máximo de 15-20 anillos de los más externos del tronco). El diámetro de cada "core" es de 5 mm. Extrajimos "cores" desde el 4 de enero de 1993 hasta el 9 de abril de 1994 (no muestreamos diciembre de 1993, ni enero y febrero de 1994 debido a las duras condiciones climáticas y a la evidente falta de crecimiento radial durante estos meses). Extrajimos los "cores" espiralmente en torno al tronco y a la altura del pecho para evitar la influencia estructural de muestras previas sobre otras posteriores en el tiempo. Los "cores" se secaron al aire, los montamos en soportes de madera y los pulimos con papeles de lija de distintos granos, sucesivamente más finos (metodología típica de Dendrocronología, ver STOKES & SMILEY, 1968).

Concebimos el diseño del muestreo con el propósito de comparar las dos especies de coníferas citadas, considerando dos bosques por especie con altitudes y exposiciones distintas. Las diferencias de altitud son mayores entre los bosques de *P. uncinata* que entre los de *P. sylvestris*.

La estrategia del muestreo pretendía minimizar los efectos de la edad del árbol, de su tamaño y de la geometría del tronco, así como de la localización

de la muestra en el tronco. Estas precauciones son necesarias para reducir la variabilidad en las medidas del anillo, debida a diferencias geométricas en el crecimiento de los puntos de muestreo a lo largo del tronco. Muestreamos árboles con un rango de edad mínimo. No obstante, los bosques seleccionados de *P. sylvestris* son más homogéneos en edad y tamaño y más jóvenes que los de *P. uncinata* (Tabla 1). Las diferencias medias de edades son significativamente diferentes entre especies pero no entre bosques de la misma especie (Tabla 1).

Con el propósito de describir la estructura y el crecimiento de los anillos anuales, medimos las siguientes variables: la anchura del anillo (RW), el número total de células diferenciadas en una fila radial a lo largo del anillo (NU) y el número (N_{LW}) y posición de las células de la madera tardía dentro del anillo. Medimos todas las variables referidas al número y posición de las traqueidas y otros rasgos cualitativos del anillo (oscurecimiento de las células de la madera tardía) mediante una lupa binocular (x15, el ocular y hasta

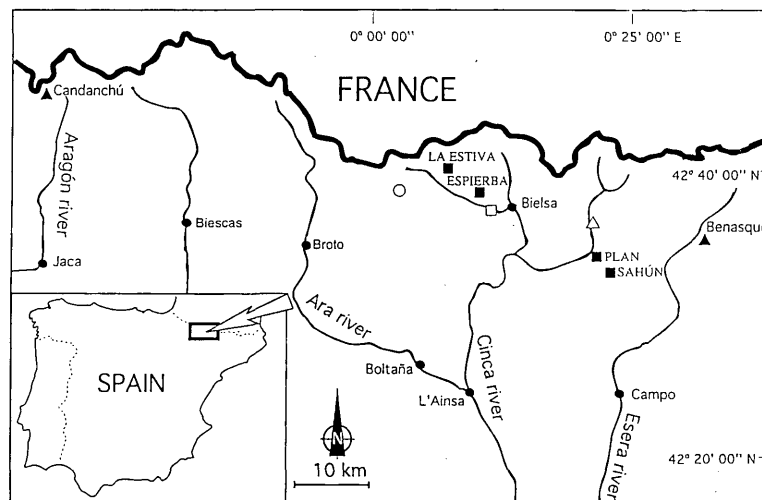


Fig. 1. Mapa de los bosques estudiados (■) : La Estiva (LE) y Sahún (S), *P. uncinata*; Espierba (E) y Plan (P), *P. sylvestris*. Estaciones meteorológicas (▲): Candanchú y Benasque; estaciones con datos de 1993: Presa de Pineta (□), Molino de Gistaín (Δ) y Refugio de Góriz (○).

Fig. 1. Map of the studied locations places (■): La Estiva (LE) and Sahún (S), *P. uncinata*; Espierba (E) and Plan (P), *P. sylvestris*. Meteorological stations (▲): Candanchú and Benasque; stations with data of 1993: Presa de Pineta (□), Molino de Gistaín (Δ) and Refugio de Góriz (○).

x 60 para el objetivo). La anchura del anillo se midió en el Sistema semiautomático de medida Aniol y con una precisión de hasta 0.01 mm (ANIOL, 1983). Calculamos todos los datos citológicos promediando 5 réplicas de distintas líneas radiales por anillo para reducir la desviación estándar (no consideramos las muestras de La Estiva para octubre y noviembre de 1993 y abril de 1994 por dificultades de preparación y resolución de dichas muestras). Las filas radiales de células fueron elegidas, subjetivamente, para representar la estructura de cada anillo de crecimiento estudiado.

2. Resultados

2.1. Período de crecimiento durante 1993

El período de crecimiento, para ambas especies, caracterizado por la producción de células maduras, se extiende desde el comienzo de junio hasta principios de octubre durante 1993 (Figs. 2A, 2B, y 4). La primera fecha de muestreo con valores de crecimiento positivo corresponde al 10 de junio para todos los sitios y ambas variables, RW y NU, exceptuando el caso de NU para A-unc, el bosque a mayor altitud (18 de julio, Fig. 2B).

Casi un 80% del crecimiento del anillo se produjo desde el 10 de junio al 18 de julio de 1993. El máximo crecimiento radial acumulado para ambas especies se alcanza a mediados de septiembre de 1993 (Fig. 2A). En el caso de *P. sylvestris*, el máximo NU acumulado se produjo el 11 de octubre en sus dos bosques (Fig. 2B). Hubo cierta formación de células desde el 16 de septiembre al 11 de octubre (más marcada en B-unc y B-syl, las localidades situadas a menor altitud), sin embargo, la anchura del anillo no aumentó significativamente respecto al muestreo previo. Estos resultados deben examinarse con precaución porque las diferencias en el número de células añadidas al anillo entre septiembre y octubre son muy pequeñas y estadísticamente no significativas. Además, existe cierta variación estructural en el tronco que puede afectar a la estructura del anillo de crecimiento.

La anchura promedio (RWm) del anillo de 1993 es mayor para *P. sylvestris* que para *P. uncinata* ($P \leq 0.001$, $n = 207$; Tabla 1, Fig. 2A). La RWm es mayor en A-syl que en B-syl a pesar de que la diferencia altitudinal entre estos sitios es pequeña ($P \leq 0.001$, $n = 119$; Tabla 1) pero esta diferencia no es estadísticamente significativa entre los dos sitios de *P. uncinata*, con una diferencia altitudinal mayor ($n = 95$; Tabla 1). Los resultados para el número promedio de células maduras (NUm) son básicamente similares (Tabla 1). Estas diferencias pueden deberse a la mayor juventud y menor variabilidad de edad en los individuos muestreados en A-syl.

CRECIMIENTO *PINUS UNCINATA*

	ESPIERBA (E,A-syl)	PLAN (P,B-syl)	LA ESTIVA (LE,A-unc)	SAHÚN (S,B-unc)
Altitud (m s.n.m.)	1270	1220	1990	1790
Pendiente (°)	40	20	25	5
Orientación	SO	N-NO	SO	NE
Datos meteorológicos ^a	Presa de Pineta (1023)	Molino de Gistaín (1000)	Refugio de Góriz (2215)	—
Precipitación anual media (mm)	1488(1476, período 1929-74)	—	—	—
Temperatura media anual (°C)	—	12.5	5.3	—
Media anual de las t. máximas (°C)	—	18.4	8.3	—
Media anual de las t. mínimas (°C)	—	3.4	0.8	—
Especie	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. uncinata</i>	<i>P. uncinata</i>
Árboles analizados	10	10	10	8
RWm (mm) ± ES (n)	2.04 ± 0.14 (55)	1.49 ± 0.11 (64)	1.20 ± 0.14 (43)	1.17 ± 0.10 (45)
NUm ± ES (n)	57 ± 4 (55)	40 ± 3 (64)	40 ± 5 (43)	38 ± 3 (45)
Edad ± ES (años)	50 ± 2	57 ± 4	89 ± 13	95 ± 10
DAP ± ES (cm)	35.33 ± 1.95	38.85 ± 2.70	34.51 ± 5.58	36.38 ± 3.41

^a Datos meteorológicos para 1993: estaciones (altitud en m s.n.m.). — : datos no disponibles, n: número de datos.

Tabla 1. Variables topográficas y forestales de los bosques muestreados. Abreviaturas: RWm, anchura promedio del anillo; NUm, número medio de traqueidas; DAP, diámetro a la altura del pecho; ES, error estándar.

Table 1. Topographic and forest variables for the studied stands. Abbreviations: RWm, average ring width; NUm, average number of tracheids; DAP, diameter at chest height, DBH; ES, standard error.

2.2. Modelando el crecimiento del anillo

Consideramos estructuralmente completo el anillo cuando se alcanza el crecimiento acumulado máximo para RW y NU, es decir, el 11 de octubre para casi todos los lugares (Fig. 2). La curva de crecimiento acumulado para RW y NU a lo largo del tiempo muestra una forma en "S" característica pero es asimétrica a diferencia del modelo logístico. En nuestro caso, la dinámica de la formación del anillo puede ser modelada, de forma precisa, mediante la función de Gompertz (FRONTIER & PICHOD-VIALE, 1993; Tabla 2):

$$Y = K A B^t \quad (1)$$

Donde:

Y , es el crecimiento mensual acumulado (expresado como suma de anchuras mensuales del anillo o como número mensual de células maduras producidas, RW o NU, respectivamente);

t , es el tiempo. Nuestras mediciones fueron aproximadamente mensuales y el tiempo se contabiliza como días julianos;

K , es el límite máximo teórico, la asíntota de crecimiento acumulado, ya sea como RW o como NU ;

A , es una constante equivalente al valor inicial de Y para tiempo cero: $t_0=0$, $A = Y/K$;

B , es otra constante, relacionada con la tasa de crecimiento, representa un coeficiente de crecimiento instantáneo que define la pendiente para el valor Y_i correspondiente a K/e (valor de Y para el punto de inflexión, t_i ; Tabla 2). El modelo se ajustó tomando el 8 de mayo de 1993 como tiempo inicial $t_0=0$, crecimiento nulo, hasta el 9 de abril de 1994, última muestra (t_v , Y correspondiente a K).

Los parámetros del modelo (Tabla 2) confirman resultados previos como el mayor crecimiento acumulativo para *P. sylvestris* en ambas localidades y el retraso del crecimiento para A-unc. La bondad del ajuste es estadísticamente significativa tanto para RW como para NU (Tabla 2). Los mejores ajustes para RW y NU se obtuvieron para A-unc y B-syl (Tabla 2). El ajuste de este modelo permitió estimar el crecimiento diario acumulado y relativo a partir de los datos reales, de periodicidad casi mensual.

2.3. Tasas diarias de crecimiento

Calculamos la tasa media diaria de crecimiento como un cociente cuyo numerador es la diferencia de crecimiento entre dos valores consecutivos en

CRECIMIENTO *PINUS UNCINATA*...

BOSQUES, VARIABLE	R ² (%)	K	A (*10 ⁻⁴)	B (*10)	max _{ob} (fecha) ^a	t _i ^b	s ^c
B- <i>unc</i> , RW	95.69	148.88	0.00	9.39	0.027 (199)	180	0.06
A- <i>unc</i> , RW	99.61	153.05	0.00	9.04	0.023 (232)	195	0.10
B- <i>syl</i> , RW	99.30	197.73	2.85	9.60	0.030 (199)	179	0.04
A- <i>syl</i> , RW	99.30	271.50	1.31	9.60	0.036 (199)	181	0.04
B- <i>unc</i> , NU	92.72	47	0.00	9.51	0.650 (199)	186	0.05
A- <i>unc</i> , NU	99.87	68	0.05	9.68	0.880 (232)	205	0.03
B- <i>syl</i> , NU	99.10	51	1.00	9.58	0.810 (199)	180	0.04
A- <i>syl</i> , NU	98.65	78	2.25	9.63	0.950 (199)	185	0.04

^a Número de días desde el 4 de enero de 1993 (día 1) hasta el 9 de abril de 1994.

^b t_i, punto de inflexión (en días como ^a) para el modelo de Gompertz donde:

$$Y_i = K/e < K/2 \text{ y } t_i = (\ln \ln (1/A)) / \ln (1/B).$$

La pendiente en este punto es s_i = -ln B/e.

^cs = lnB, donde s es la pendiente cuando Y → K.

Tabla 2. *Parámetros de la función de crecimiento de Gompertz (ecuación (1) del texto) ajustados para cada bosque y variable: tiempo, t (días) vs. crecimiento, Y (anchura del anillo, RW, y número de traqueidas, NU). Abreviaturas de los parámetros: K, asíntota; A, constante para t=0 y B, constante relacionada con la tasa de crecimiento. r max_{obs} es la tasa máxima de crecimiento calculada a partir de los datos de la Fig. 2. Abreviaturas de los bosques muestreados: La Estiva, A-unc; Sahún, B-unc; Espierba, A-syl and Plan, B-syl.*

Table 2. *Parameters for the Gompertz growth function (equation (1) in text) fitted for every site and variables: time, t (days) vs. growth, Y (ring width, RW, and number of tracheids, NU). Parameters abbreviations: K, asymptote; A, constant equivalent for t=0 and B, constant related to the growth rate. r max_{obs}, maximum growth rate calculated from data in Fig. 2. Sites abbreviations: La Estiva, A-unc; Sahún, B-unc; Espierba, A-syl and Plan, B-syl.*

el tiempo ($DX = X_{t+n} - X_t$) ya sea como anchura del anillo, RW, o como número de células, NU, y cuyo denominador es el tiempo transcurrido entre ambos valores y computado como días ($Dt = (t + n) - t = n$ días). Estas tasas diarias medias son una estimación de la actividad cambial. Además, aplicamos dicho cálculo a datos brutos de crecimiento mensual de los brotes apicales para la localidad A-unc (GUERRERO-CAMPO et al., 1996).

La tasa diaria de crecimiento, calculada como DRW/Dt o como DNU/Dt , alcanzó sus valores máximos desde el 10 de junio hasta el 18 de julio para todos los bosques y para ambas especies, exceptuando A-unc (Fig. 3). La tasa es máxima desde el 18 de julio hasta el 20 de agosto para los árboles de A-unc. El crecimiento relativo máximo, sea como células añadidas o como aumento del grosor del anillo, se alcanzó en A-syl.

Las curvas de las tasas de crecimiento (Figs. 3A y 3B) muestran formas asimétricas que confirman el ajuste de una función tipo Gompertz en la que la tasa de incremento del crecimiento es mayor al comienzo del período de crecimiento. El período de crecimiento puede definirse como el intervalo de tiempo entre la primera fecha cuyo valor es distinto de cero –inicio del crecimiento– y la última fecha anterior al retorno a valores de tasas nulas –fin del crecimiento–.

2.4. Fenología de la madera tardía

El oscurecimiento de la madera tardía empieza más tarde en los individuos de *P. uncinata* que en los de *P. sylvestris* (comparar A-unc y A-syl en Fig. 4). En el caso de *P. uncinata*, el comienzo del oscurecimiento se retrasa hasta el 20 de agosto para los árboles de A-unc, en contraste con el 18 de julio para B-unc, localidad situada a menor altitud para *P. uncinata*. El oscurecimiento de julio es más intenso para A-syl en los dos sitios de *P. sylvestris*. La variación en el oscurecimiento de la madera tardía es mayor en los anillos de los árboles de *P. uncinata* que en las muestras de *P. sylvestris*.

Durante 1993, la madera tardía no alcanzó su formación plena para ambas especies hasta octubre o noviembre, mientras que la mayoría del crecimiento del anillo sucedió desde junio a julio. Las células de la madera tardía no estuvieron del todo oscurecidas hasta el final del período de formación de la madera tardía, o sea el 11 de octubre. La madera tardía estaba aún oscureciéndose durante octubre y noviembre de 1993 cuando el crecimiento del anillo ya había finalizado.

La formación de la madera tardía comenzó el 18 de julio para todos los bosques excepto A-unc, donde las primeras células de la madera tardía aparecieron en agosto (Fig. 5A). El máximo del número acumulado de células de la madera tardía se estabiliza a partir de noviembre (Fig. 5A) cuando cesa el crecimiento del anillo y la tasa de crecimiento de la madera tardía vuelve a ser cero (Fig. 5B). En A-syl, el número máximo de células de la madera tardía se alcanzó a finales de septiembre.

La tasa máxima de formación de células de la madera tardía durante 1993 corresponde a septiembre exceptuando A-syl, cuyo máximo está situado entre septiembre y octubre (Fig. 5B). Observamos un incremento de N_{LW} desde el 16 de septiembre hasta el 11 de octubre en B-unc. Por otro lado, la tasa diaria

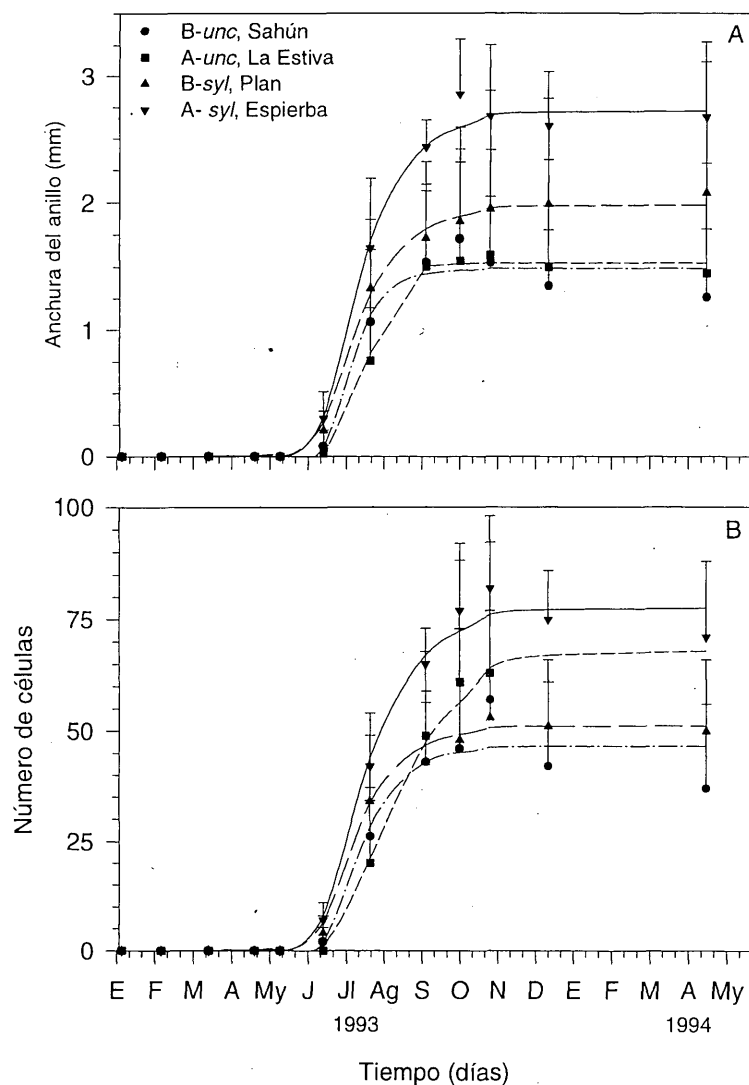


Figura 2. Crecimiento mensual acumulado expresado como anchura del anillo (RW, A) o como número de células añadidas (NU, B), desde enero de 1993 hasta abril de 1994. Las barras verticales son los errores estándar. Abreviaturas de los bosques: La Estiva, LE (A-unc); Sahún, S (B-unc); Espierba, E (A-syl) y Plan, P (B-syl).

Figure 2. Monthly cumulative tree-ring growth from January 1993 until April 1994 as ring width (RW, A) or as number of cells (NU, B). Vertical error bars are standard errors. Places abbreviations: La Estiva, LE (A-unc); Sahún, S (B-unc); Espierba, E (A-syl) y Plan, P (B-syl).

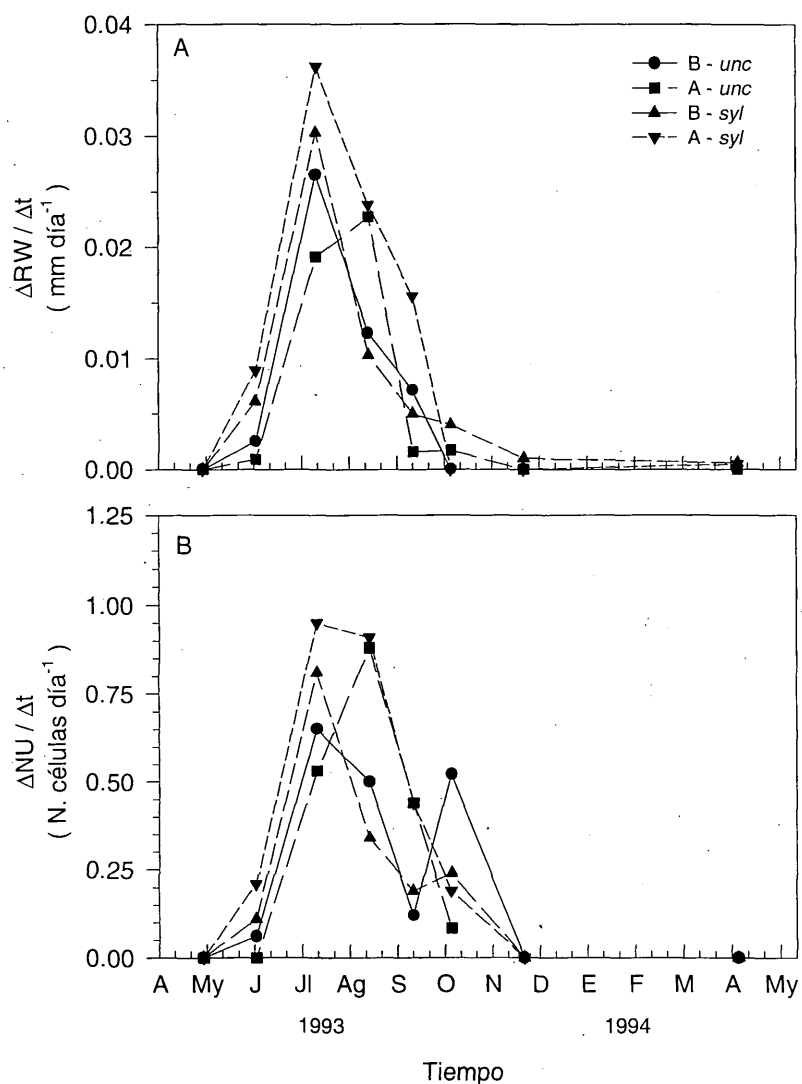


Figura 3. Tasas medias de crecimiento diario expresadas como cambios en la anchura del anillo (A) o en el número de células (B). Los errores estándar pueden calcularse de la fig. 2 y se omiten por motivos de claridad (los valores negativos se consideran artefactos debidos a la variabilidad estructural del tronco y fueron transformados en valores nulos). Abreviaturas de los bosques: La Estiva, A-unc; Sahún, B-unc; Espierba, A-syl and Plan, B-syl.

Figure 3. Average daily growth rates expressed as ring width (A) and number of cells (B). Standard errors may be calculated from data in Fig. 2 and are omitted for clarity –negative rates were considered artifacts due to structural variability of the stem and were transformed to null values. Places abbreviations: La Estiva, A-unc; Sahún, B-unc; Espierba, A-syl and Plan, B-syl.

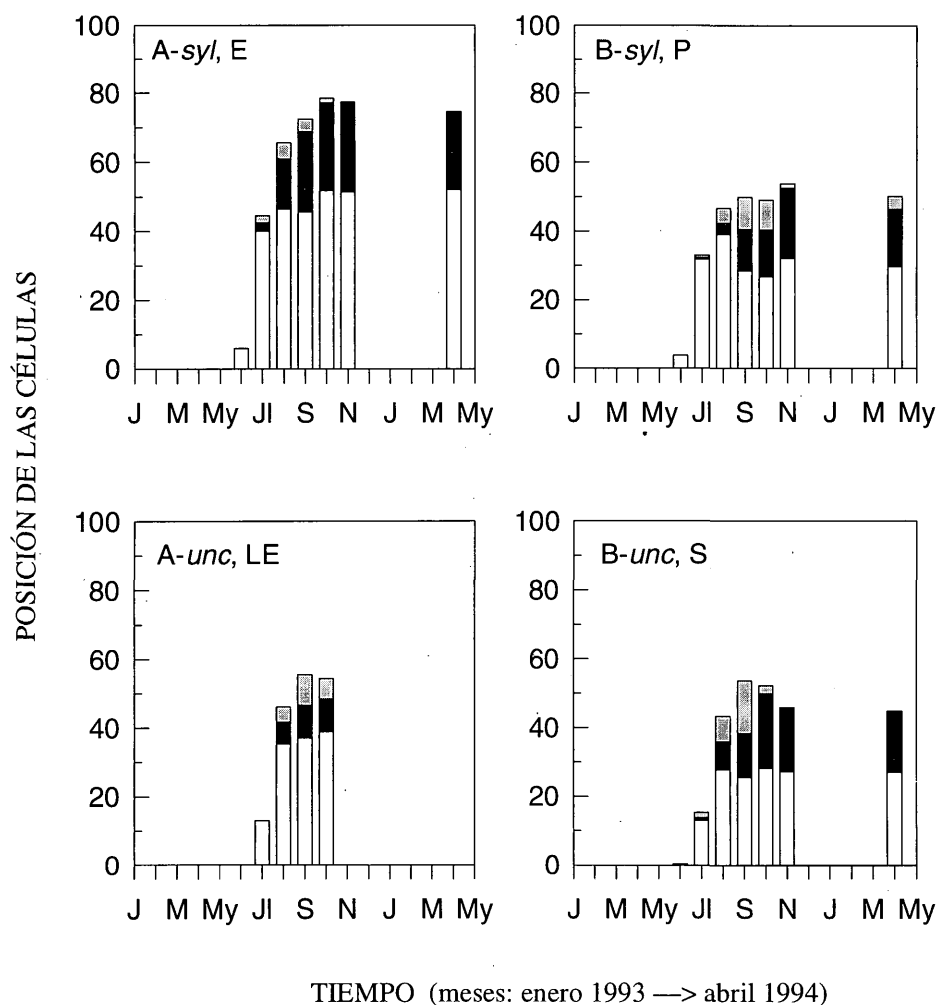


Figura 4. Variación en la posición de las células de la madera temprana (parte blanca de las barras), madera tardía plenamente oscurecida (parte negra de las barras) y madera tardía aún no oscurecida del todo (parte gris de las barras). El muestreo se extiende desde el 4 de enero de 1993 hasta el 9 de abril de 1994. Todos los valores son medias de 5 medidas en distintas filas radiales de cada anillo de crecimiento. Abreviaturas de los bosques: La Estiva, LE (A-unc); Sahún, S (B-unc); Espierba, E (A-syl) y Plan, P (B-syl).

Figure 4. Variation in the position of tracheids from 4 January 1993 until 9 April 1994: earlywood (white area of the stacked bars), darkened latewood (black area of the stacked bars) and not fully darkened latewood (grey area of the stacked bars). All values are means for 5 measurements in different radial lines of each tree ring. Places abbreviations: La Estiva, LE (A-unc); Sahún, S (B-unc); Espierba, E (A-syl) y Plan, P (B-syl).

máxima de producción de células de la madera tardía durante octubre corresponde a los árboles de B-unc aunque este segundo pico en la tasa de formación de la madera tardía también se aprecia en el caso de B-syl (Fig. 5B).

2.5. Relaciones climáticas

Las curvas de crecimiento acumulado de la anchura del anillo (Fig. 2A) para los bosques de *P. uncinata* (La Estiva, A-unc, y Sahún, B-unc) son paralelas, a lo largo del tiempo, a la curva que representa el sumatorio de las temperaturas medias diarias superiores a una temperatura umbral, calculado en grados Celsius-días a partir de datos diarios del observatorio de Góriz (Fig. 6). Estas tres curvas comienzan su aumento en torno a comienzos de junio y alcanzan su asíntota máxima alrededor de finales de septiembre.

Pudimos estimar datos diarios de crecimiento acumulado a partir de nuestros datos mensuales ajustando la citada función de Gompertz, dada la bondad estadística del ajuste (Tabla 2). Una vez obtenidos dichos datos diarios de crecimiento, los comparamos con el sumatorio de temperaturas usando varias temperaturas medias diarias como umbral (4, 5, 6 y 10 °C). Usando datos de crecimiento acumulado de anchura del anillo y número de células para A-unc y B-unc, obtuvimos los mejores resultados de las correlaciones con el sumatorio de temperaturas medias diarias, utilizando como umbral +10 °C (Tabla 3).

Convertimos los crecimientos acumulados diarios estimados en tasas diarias (mm día^{-1}) para describir de modo conciso el crecimiento asimétrico del anillo. Tomando como ejemplo A-unc y las temperaturas diarias de Góriz transformadas mediante un suavizado exponencial, las tasas de crecimiento ascienden mucho más rápidamente de lo que descienden y la tasa máxima se alcanza en torno a mediados de julio de 1993 (Fig. 7; –comparar con Fig. 3–). De nuevo pusimos de manifiesto la relación temperatura-crecimiento, en el caso de los árboles de A-unc, localidad situada a la mayor altitud, comparando las tasas medias de crecimiento relativo como número total de células (DNU / Dt), número de células de la madera tardía ($\text{DN}_{\text{LW}} / \text{Dt}$) y brotes apicales de las ramas (DB / Dt , datos de GUERRERO-CAMPO *et al.*, 1996).

La Fig. 8 describe claramente la sucesión fenológica de desarrollo para *P. uncinata* durante 1993. Las tasas máximas de elongación de los brotes apicales de las ramas en junio vienen seguidas por tasas máximas de formación de traqueidas del anillo durante agosto y, finalmente, la tasa máxima de formación de traqueidas de la madera tardía se localiza a partir de septiembre. Las temperaturas medias mensuales de Góriz ascienden paralelas a las tasas de los brotes apicales y su máximo en julio es previo al de la tasa de formación de traqueidas (Fig. 8).

	RW (A-unc)	RW (B-unc)	NU (A-unc)	NU (B-unc)
T>4	0.968	0.985	0.963	0.985
T>5	0.969	0.987	0.960	0.986
T>6	0.970	0.989	0.959	0.987
T>10	0.981	0.997	0.960	0.994

Tabla 3. Coeficientes de correlación de Pearson entre la anchura del anillo (RW) y el número de células del anillo (NU) de *Pinus uncinata* y la suma de las temperaturas medias diarias superiores a +4 (T>4), +5 (T>5), +6 (T>6) y +10 °C (T>10). Las variables RW y NU son valores diarios derivados del ajuste de la función de Gompertz a los datos reales. Datos meteorológicos para 1993, estación de Góriz, 2215 m s.n.m. (Fig. 1). Todos los coeficientes son significativos para $P<0.001$, n (número de datos) = 464 (días desde enero de 1993 hasta el 8 de abril de 1994). Abreviaturas de los bosques muestreados: A-unc, La Estiva; B-unc, Sahn.

Table 3. Correlation coefficients between *Pinus uncinata* ring width (RW) and number of cells (NU) and the sum of daily mean temperatures higher than a thresholds +4 (T>4), +5 (T>5), +6 (T>6) and +10 °C (T>10). The variables RW and NU are daily values calculated fitting the Gompertz function to the real data. Meteorological data for 1993-94 are from Góriz station, 2215 m a.s.l. (Fig. 1). All coefficients are significant for $P<0.001$, n (number of data) = 464 (days from January 1993 until 8 April 1994). Sites abbreviations: A-unc, La Estiva; B-unc, Sahn.

3. Discusión

El período de crecimiento del anillo de *P. uncinata* y *P. sylvestris*, sea considerando su anchura (RW) o el número de células que lo forman (NU), fue de 124 ± 30 días durante 1993, desde el 10 de junio hasta el 11 de octubre. No podemos calcular con exactitud el período concreto de formación del anillo debido a que cierta producción celular tiene lugar entre las fechas de muestreo de mayo y junio y desconocemos el momento concreto de parada del crecimiento entre septiembre y octubre. No obstante, hemos puesto de manifiesto que el crecimiento del anillo durante la primavera es escaso, aunque exista cierta variabilidad interanual debida al clima.

La mayor parte del anillo se formó entre el 10 de junio y el 18 de julio de 1993 en ambas especies, cerca de un 75-90% como anchura del anillo y un 60-91% si consideramos el número de células. Sin embargo, durante este intenso período de crecimiento inicial, el anillo está formado sólo por células de la madera temprana hasta finales de julio-comienzos de agosto. Por lo tanto, la madera temprana no es propiamente "madera de primavera", ni la madera tardía corresponde a la "madera de verano", al menos para las dos especies estudiadas en los Pirineos centrales durante 1993.

Nuestros resultados para 1993 no apoyan previas hipótesis (RUIZ-FLAÑO, 1988; ROLLAND & SCHUELLER, 1994) que sostenían que la mayoría del crecimiento del anillo de *P. uncinata* tenía lugar durante la primavera, sino que muestran cómo este crecimiento se concentra en los últimos días de primavera y el primer mes del verano (junio-julio). Además, esta conclusión complementa previos estudios dendroclimáticos en los Pirineos y el Sistema Ibérico (CREUS & PUIGDEFÁBREGAS, 1976; RUIZ-FLAÑO, 1988; GUTIÉRREZ, 1991) que hallaron relaciones fuertes y positivas entre el crecimiento de los anillos de *P. uncinata* y las temperaturas primaverales, las cuales influyen, con cierto desfase temporal, en el importante crecimiento radial encontrado en junio y julio. Estos mismos autores encuentran correlaciones negativas entre el crecimiento radial del anillo y las temperaturas a comienzos del verano. Los sucesos posteriores durante el desarrollo del anillo determinan las características de la madera tardía y están afectados por las temperaturas estivales.

La formación de la madera tardía es un proceso controlado por el clima, como ya se ha demostrado en estudios citológicos (WODZICKI, 1971). En recientes estudios dendroclimáticos, (ROLLAND & SCHUELLER, 1994) se muestra cómo la densidad máxima de los anillos de *P. uncinata* está muy afectada por la temperatura media de agosto y septiembre del año actual de crecimiento. La madera tardía de *P. uncinata* es más densa si los meses estivales son cálidos. En árboles de latitudes elevadas y en bosques subalpinos se utilizan los anillos claros, cuya madera tardía muestra paredes celulares muy delgadas, como herramienta para la datación cruzada y se consideran consecuencia de veranos fríos (FILION *et al.*, 1986). Todos estos datos confirman la necesidad de estudios que combinen escalas temporales cortas y largas para entender el crecimiento árbol en su medio (SERRE-BACHET, 1976).

El crecimiento acumulado máximo se observó, tanto para RW como para NU, en otoño (el 11 de octubre) pero se alcanzó antes, en el caso de RW (16 de septiembre), en A-syl y B-unc. Otro efecto es el debido a las diferencias de altitud entre los bosques de *P. uncinata*, ya que tanto la anchura del anillo como el número total de células son mayores en el bosque a menor altitud (B-unc, Sahún) que en el de mayor altitud (A-unc, La Estiva). Este efecto no es tan claro para *P. sylvestris* debido a la pequeña diferencia altitudinal entre sus dos bosques. Otro resultado evidente es el menor diámetro radial promedio de las traqueidas de la especie *P. uncinata* bajo condiciones más estresantes, en nuestro caso (CARLQUIST, 1975).

Tanto las fechas de inicio de formación del anillo y de la madera tardía, como las tasas máximas de RW y de NU están retardadas en el caso de A-unc con respecto al resto de los pinares analizados. El oscurecimiento de la madera tardía comienza en agosto en A-unc y en julio en el resto de los bosques.

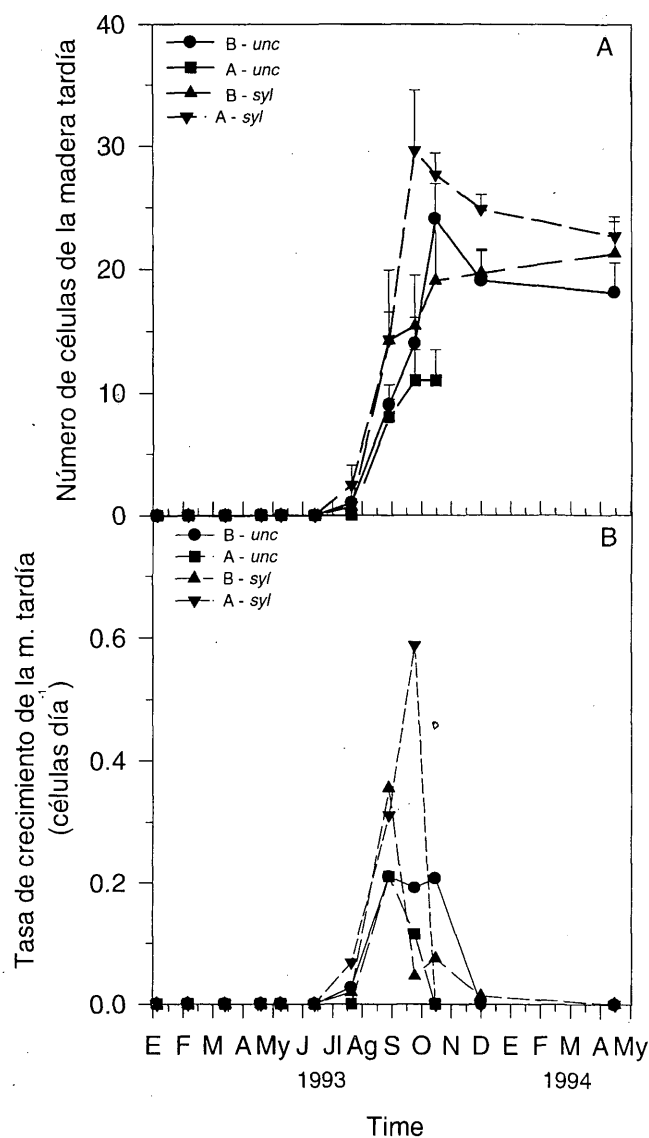


Figura 5. Crecimiento mensual acumulado de la madera tardía como número de células añadidas desde enero de 1993 hasta abril de 1994. Las barras verticales son los errores estándar. Abreviaturas de los bosques: La Estiva, LE (A-unc); Sahún, S (B-unc); Espierba, E (A-syl) y Plan, P (B-syl).

Figure 5. Latewood monthly cumulative growth from January 1993 to April 1994 as number of added cells (NU, B). Vertical error bars are standard errors. Localities abbreviations: La Estiva, LE (A-unc); Sahún, S (B-unc); Espierba, E (A-syl) y Plan, P (B-syl).

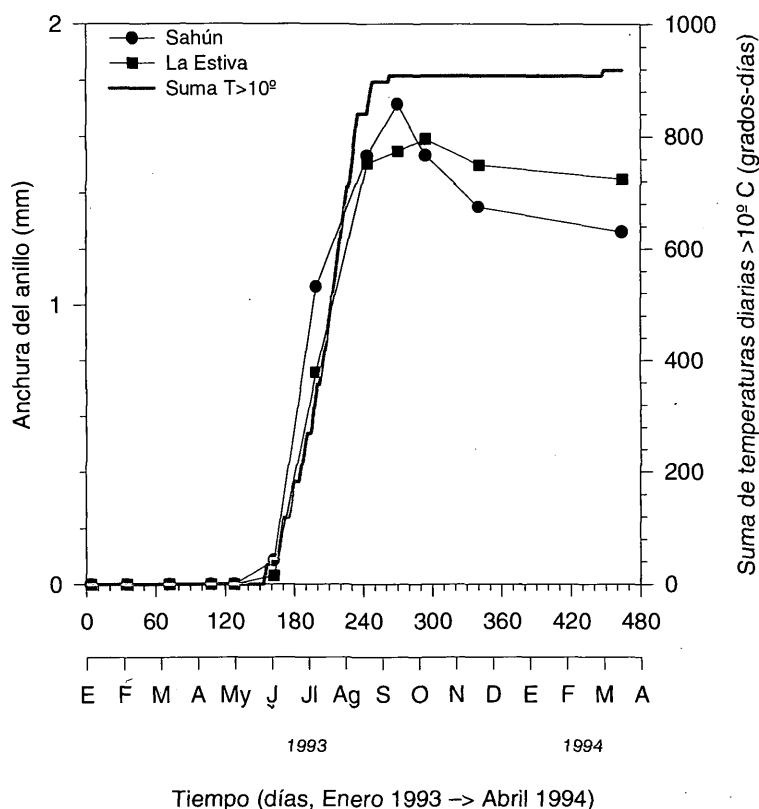


Figura 6. Crecimiento mensual acumulado como anchura del anillo (mm) para *P. uncinata* (La Estiva, A-unc; Sahún, S) y suma de las temperaturas medias diarias (grados-días) superiores a un umbral de +10 °C (estación meteorológica de Góriz, 2215 m s.n.m., Fig. 1).

Figure 6. Monthly cumulative tree-ring growth as ring width (mm) for *P. uncinata* (La Estiva, A-unc; Sahún, B-unc) and temperature sum (degrees-days) calculated from daily means higher than a threshold value of +10 °C (Góriz meteorological station, 2215 m a.s.l., Fig. 1).

A-unc es el sitio de mayor altitud de los cuatro estudiados. Estas relaciones entre la fenología del anillo y la altitud fueron ya descubiertas y confirmadas por estudios dendroecológicos previos (DAUBENMIRE, 1955; MORK, 1960; TRANQUILLINI & UNTERHOLZNER, 1968; LEIKOLA, 1969). El descenso del crecimiento radial con la altitud está determinado por el gradiente térmico ya que, a menor temperatura, existe una tendencia a transformar los productos de la fotosíntesis en glúcidos de almacenamiento más que en celulosa, lo que limita el crecimiento radial (TRANQUILLINI, 1979). Esta es la

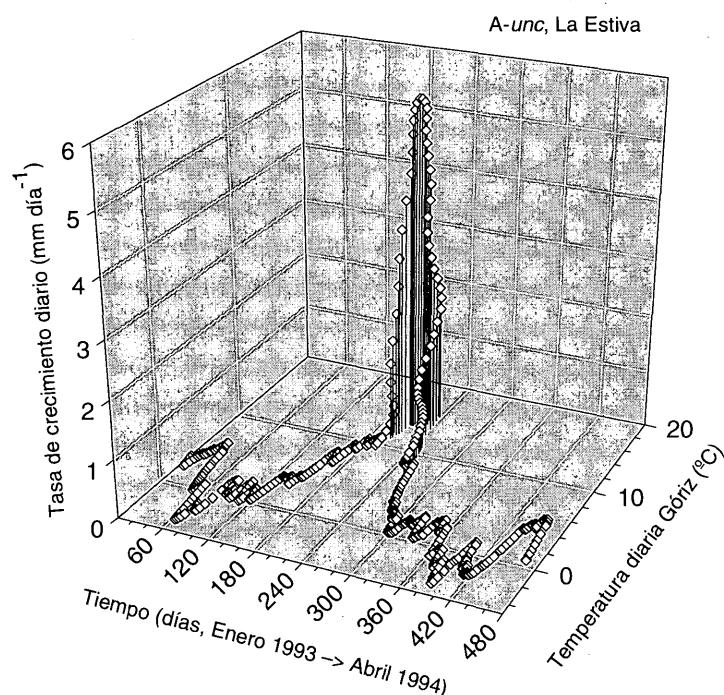


Figura 7. Tasas de crecimiento diario desde enero de 1993 hasta abril de 1994 para *P. uncinata* en A-unc (La Estiva). Las temperaturas diarias han sido suavizadas mediante un ajuste exponencial y corresponden a datos de la estación meteorológica de Góriz (Fig. 1).

Figure 7. Daily growth rates from January 1993 to April 1994 for *P. uncinata* in A-unc (La Estiva). Daily temperatures have been transformed using an exponential fitting, adjustment and were taken in Góriz meteorological station (Fig. 1).

razón que lleva a los dendroclimatólogos a buscar árboles en lugares de elevada altitud o latitud, donde las fluctuaciones de la anchura o de otras características de los anillos reflejan pequeños cambios en las temperaturas previas o simultáneas al período de crecimiento (FRITTS, 1976).

La madera tardía estaba aún oscureciéndose durante octubre y noviembre de 1993, cuando la formación de la madera tardía finaliza y el crecimiento radial del anillo ya ha acabado. A-syl fue el único pinar que alcanzó el número máximo de células de la madera tardía a mediados de septiembre, lo cual puede deberse a la mayor tasa de crecimiento hallada en los individuos de este bosque. A-syl (Espierba) es el bosque de *P. sylvestris* a mayor altitud y con orientación SO.

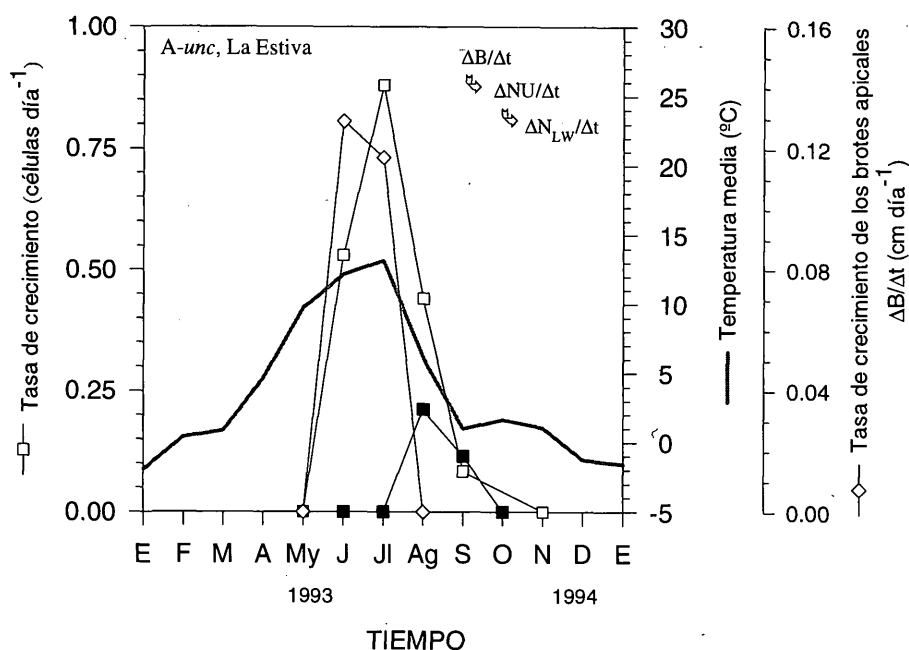


Figura 8. Temperaturas mensuales medias y sucesos fenológicos durante 1993 expresados como tasas de crecimiento de los brotes apicales de las ramas $\Delta B/\Delta t$, número de traqueidas añadidas al anillo de crecimiento $\Delta NU/\Delta t$ y a la madera tardía $\Delta N_{LW}/\Delta t$ (*P. uncinata*, La Estiva, A-unc). El diagrama de la esquina superior derecha resume la secuencia fenológica según abreviaturas usadas en el texto. Los datos meteorológicos son de la estación de Góriz (Fig. 1).

Figure 8. Monthly mean temperatures and phenological events during 1993 expressed as growth rates of branch terminal shoots $\Delta B/\Delta t$, number of new tracheids added to the tree-ring $\Delta NU/\Delta t$ and to the latewood $\Delta N_{LW}/\Delta t$ (*P. uncinata*, La Estiva, A-unc). The diagram in the upper right corner summarizes the phenological sequence following text abbreviations. Meteorological data from Góriz station (Fig. 1).

La correlación entre crecimiento acumulado y grados-días es óptima para un valor umbral de 10 °C y hemos de resaltar que este valor corresponde a la isoterma que muchos autores señalan como límite bioclimático del bosque y que se aproxima a la de la temperatura media del mes más cálido, julio en nuestras latitudes (TRANQUILLINI, 1979). Es evidente el papel clave de la temperatura como factor limitante general en los límites del bosque altitudinales o latitudinales.

Debido a la influencia térmica sobre el crecimiento, centramos el estudio de la fenología del crecimiento en A-unc, el bosque situado a mayor altitud y el más próximo, en cuanto a elevación, a la estación meteorológica con datos

diarios en mayor cantidad y calidad (Góriz). La actividad cambial está controlada en último término por cambios ambientales como el aumento de la temperatura, que “dispara” la elongación de los brotes desencadenando el comienzo del crecimiento del anillo. En el caso de *P. uncinata* durante el período de crecimiento de 1993, hemos confirmado hipótesis previas sobre la sucesión de acontecimientos fenológicos que puede resumirse describiendo cuándo acontecen las tasas máximas: 1) junio-julio, elongación de brotes apicales; 2) julio-agosto, inducción de la actividad cambial máxima y desarrollo del anillo de crecimiento; 3) agosto-septiembre, inicio de la formación de células de la madera tardía y 4), septiembre-octubre, oscurecimiento total de las células de la madera tardía y finalización de la formación del anillo de crecimiento.

4. Conclusiones

Los anillos de crecimiento de *P. uncinata* y *P. sylvestris* se formaron, durante 1993, desde comienzos de junio hasta el inicio de octubre. *P. sylvestris* produce, en promedio, anillos más anchos y traqueidas de diámetros radiales mayores que *P. uncinata*. Los anillos de *P. uncinata* muestran mayor heterogeneidad en el color de la madera tardía (una característica muy útil para la datación cruzada en dendrocronología). Ambas especies formaron la mayoría del grosor del anillo de crecimiento desde el 10 de junio hasta el 18 de julio de 1993. El crecimiento del bosque a mayor altitud (A-unc, La Estiva, *P. uncinata*) se retrasó respecto al resto de los bosques muestreados. Este retraso afectó al inicio del incremento en anchura, al comienzo del incremento en el número de traqueidas maduras formadas y a la producción de traqueidas de la madera tardía. Este resultado confirma el importante papel de la temperatura al comienzo del verano como activador del crecimiento del anillo y como controlador del período de formación de la madera tardía.

Agradecimientos. Agradecemos el apoyo y la ayuda prestada por: M. Bardají, N. Jiménez, M. A. Rodríguez, J. A. Romero, E. Salomón, y nuestras familias. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por una beca FPI (AP93 72784356) concedida al primer autor y por el proyecto AMB95-0160 otorgado por la CICyT (Ministerio de Educación y Ciencia). Los datos climáticos fueron facilitados por el Centro Territorial de Aragón, La Rioja y Navarra del Instituto Nacional de Meteorología.

Referencias

- ANIOL, R.W. (1983): Tree-ring analysis using CATRAS. *Dendrochronologia* 1: 45-53.
- CARLQUIST, S. (1975): *Ecological Strategies of Xylem Evolution*. Univ. of California Press, 259 pp., Berkeley Los Angeles London.
- CREBER, G.T. & CHALONER, W.G. (1984): Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *Bot. Rev.* 50(4): 357-448.
- CREUS, J. & PUIGDEFÁBREGAS, J. (1976): Climatología histórica y dendro-cronología del *Pinus uncinata* Ramond. *Cuadernos de investigación* (Geografía e Historia, Logroño) 2(2): 17-30.
- DAUBENMIRE, R.F. (1955): Xylem layers of trees as related to weather and altitude in the northern Rocky Mountains. *Ecology* 36: 456-463.
- DENDALETCHÉ, C. (Ed.) (1983): *Biocénoses d'altitude 1. La forêt subalpine: Pyrénées*. *Acta Biologica Montana* 2-3, 416 pp., Pau, France.
- FILION, L.; PAYETTE, S.; GAUTHIER, L.; & BOUTIN, Y. (1986): Light rings in subarctic conifers as a dendrochronological tool. *Quat. Res.* 26: 272-279.
- FRITTS, H.C. (1976): *Tree Rings and Climate*. Academic Press, 567 pp., London - New York - San Francisco.
- FRITTS, H.C.; VAGANOV, E.A.; SVIDERSKAYA, I.V. & SHASKIN, A.V. (1991): Climatic variation and tree-ring structure in conifers: empirical and mechanistic models of tree-ring width, number of cells, cell size, cell-wall thickness and wood density. *Clim. Res.* 1: 97-116.
- FRONTIER, S. & PICHOD-VIALE, D. (1993): *Écosystèmes: structure, fonctionnement, évolution*. Ed. Masson, 392 pp., Paris.
- GIL PELEGRÍN, E., & VILLAR PÉREZ, L. (1988): Structure of mountain pine (*Pinus uncinata* Ramond) populations at its upper limit in central Pyrenees. *Pirineos* 131: 25-42.
- GIL PELEGRÍN, E. (1993): Estudios ecofisiológicos sobre *Pinus uncinata* Mill. en el límite superior de la especie. 231 pp. Universidad Autónoma de Madrid. Facultad de Ciencias.
- GREGORY, R.A. & WILSON, B.F. (1968): A comparison of cambial activity of white spruce in Alaska and New England. *Can. J. Bot.* 46: 733-734.
- GUERRERO-CAMPO, J.; CAMARERO, J. J., & GUTIÉRREZ, E. (1996): Crecimiento estacional y caída de acículas en *Pinus sylvestris* L. y *P. uncinata* Ram. Enviado a: *Invest. Agr. Sist. Recur. For.*, Madrid.
- GUTIÉRREZ, E. (1990): Dendroecología de *Pinus sylvestris* L. en Cataluña. *Orsis* 5: 23-41.
- GUTIÉRREZ, E. (1991): Climate tree-growth relationships for *Pinus uncinata* Ram. in the Spanish Pre-Pyrenees. *Acta Oecol.* 12(2): 213-225.

- JAGELS, R.; HORNBECK, J. & MARDEN, S. (1994): Drought and cold stress-induced morphometric changes in tree rings of red spruce. *MAFES Tech. Bull.* 159: 1-19.
- KAENNEL, M. & SCHWEINGRUBER, F.H. (1995): *Multilingual Glossary of Dendrochronology: Terms and Definitions in English, German, French, Spanish, Italian, Portuguese and Russian*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research - Haupt. 467 pp., Birmensdorf.
- KOZLOWSKI, T. T.; KRAMER, P. J. & PALLARDY, S. G. (1991): *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, 657 pp., San Diego.
- LARSON, P.R. (1994): *The Vascular Cambium. Development and Structure*. Springer-Verlag, 725 pp., Berlin -Heidelberg- New York.
- LEIKOLA, M. (1969): The influence of environmental factors on the diameter growth of young trees. *Acta For. Fenn.* 92: 1-44.
- MIKOLA, P. (1962): Temperature and tree growth near the northern timberline. En: *Tree Growth* (Ed. T. T. Kozlowski), Ronald Press, pp. 265-274, New York.
- MORK, E. (1960): On the relationship between temperature, leading shoot increment and the growth and lignification of the annual ring in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) (en noruego). *Medd. Nors. Skogforsöksves*, 56: 229-261.
- RICHTER, K. & ECKSTEIN, D. (1990): A proxy summer rainfall record for southeast Spain derived from living and historic pine trees. *Dendrochronologia* 8: 67-82.
- RICHTER, K.; ECKSTEIN, D. & HOLMES, R.L. (1991): Pine trees (*Pinus* sp.) in Spain. *Tree-ring Bull.* 51: 1-13.
- ROLLAND, C. & SCHUELLER, J. F. (1994): Relationships between mountain pine and climate in the French Pyrenees (Font-Romeu) studied using the radiodensitometrical method. *Pirineos* 143-144: 55-70.
- RUIZ-FLAÑO, P. (1988): Dendroclimatic series of *Pinus uncinata* R. in the central Pyrenees and in the Iberian System, Spain. A comparative study. *Pirineos* 132: 49-63.
- SCHUELLER, J. F. & ROLLAND, C. (1995a): Influence de l'altitude, de l'exposition et du climat sur la croissance du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.) en Cerdagne (Pyrénées Orientales Françaises). *Pirineos* 145-146: 23-34.
- SCHUELLER, J. F. & ROLLAND, C. (1995b): Influence stationelle sur la croissance du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond). *Schweiz. z. Forstwes.* 145: 739-755.
- SIERRE-BACHET, F. (1976): Les rapports de la croissance et du climat chez le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) *Oecol. Plant.* 11 (2): 143-171.

- STOKES, M.A., & SMILEY, T.L. (1968): *An Introduction to Tree-Ring Dating*. University of Chicago Press 73 pp., Chicago.
- TRANQUILLINI, W., & UNTERHOLZNER, R. (1968): Das Wachstum zweijähriger Lärchen einheitlicher Herkunft in verschiedener seehöhe. *Zentralbl. Gesante Forstwes.* 85: 43-59.
- TRANQUILLINI, W. (1979): *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. Springer-Verlag, 137 pp., Berlin, Heidelberg, New York.
- VON WILPERT, K. (1991): Intraannual variation of radial tracheid diameters as monitor of site specific water stress. *Dendrochronologia* 9: 95-113.
- WILSON, B.F. (1973): A diffusion model for tracheid production and enlargement in conifers. *Bot. Gazz.* 134(3): 189-196.
- WODZICKI, T.J. (1971): Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L. *J. Exp. Bot.* 22(72): 670-687.